DOI:10.11931/guihaia.gxzw201801018

植物多药和有毒化合物排出转运蛋白研究进展

吴远双[1]，宋毅豪[1]，吴宝尧[2]，李昆志[1*1]

（1. 昆明理工大学生命科学与技术学院，云南 昆明 650500；2. 昆明理工大学环境科学与工程学院，云南 昆明 650500）

摘要： 植物在生长及适应环境的过程中会吸收很多有益或有害的物质，自身也会产生大量代谢物。植物对这些物质的转运是植物生长发育及适应环境的重要环节，有多种转运蛋白家族参与其中。多药和有毒化合物排出转运蛋白（MATEs）是生物体中重要的转运蛋白家族之一，而植物中 MATE 基因的丰富程度要远远高于其他生物。根据植物 MATEs 的蛋白结构，这些基因被分为 4 个主要的亚家族：MATE I，MATE II，MATE III 和 MATE IV。同一亚家族或同一 MATE 基因簇的基因还具有相同或相似的功能。植物 MATEs 定位于细胞的各种生物膜上，如细胞质膜、液泡膜、高尔基膜及囊泡膜等。此外，一些 MATEs 的表达还具有组织特异性，它们转运的底物也具有多样性和特异性，使得 MATEs 呈现出多种生物学功能。它们在外源性物质的排出、次生代谢产物的转运和累积、铁转运、铝脱毒和植物激素信号传递及植物的抗病性等方面都起着重要作用。本文对 MATEs 的发现、基因分类、亚细胞定位及生理功能等方面进行了概述，对深入研究该基因家族的提供了思路，对该基因家族的应用进行了展望。

关键词： 植物 MATEs，基因结构和分类，亚细胞定位，外源物质的排出，次生代谢产物的转运和累积，金属离子的转运，植物激素信号传递

中图分类号： Q945　　　**文献标识码：** A

Research progresses in plant multidrug and toxic compound extrusion proteins

WU Yuanshuang[1], SONG Yihao[1], WU Baoyao[2], LI Kunzhi[1*]

(1. *Faculty of Life Science and Biotechnology, Kunming University of Science and Technology,* Kunming 650500, China; 2. *Faculty of Environmental Science and Engineering, Kunming University of Science and Technology,* Kunming 650500, China)

Abstract Plants absorb many beneficial or harmful substances from outside, and produce a vast number of secondary metabolites which may be useful, unuseful or even harmful to themselves, during the proceedings of their growth, development and adaptation to the environment. To exert their optimal functions, these substance or metabolites are required to be in the appropriate location at the appropriate time, so the transportation of foreign substances and secondary metabolites in plants is a very important part of their growth, development and adaptation to the environment. The family of multidrug and toxic compound extrusion proteins (MATEs) is one of the most important transporter families, and is present widely almost in all organisms, such as bacteria, fungi, mammals and plants. MATEs in plants are much more abundant than that in other organisms, which may be related to the process of plants adapting to the complex external environments and the variety of their own metabolites, and may also mean the importance of MATEs in plants. According to their protein structures, these genes are divided into four subfamilies: MATE I, MATE II, MATE III 和 MATE IV, every subfamily include many gene clusters. The gene structures are conserved in each subfamily but differ among subfamilies, and the genes belong to the same subfamily or the same gene cluster have same or similar functions. MATEs in plants locate on various membranes in cells, such as cytoplasmic membrane, vacuolar membrane, Golgi membrane and vesicular membrane, etc. Plant MATEs also have a wide variety of substrate with specificity, such as oganic acids, secondary metabolites and plant hormones, which may result in the diversity of their functions. MATEs play important roles in extrusion of exogenous substances, transportation and accumulation of secondary metabolites, translocation of iron ions, detoxication of aluminum, plant hormone signal transduction, disease resistance, and so on. In this review, the discovery and classification of MATE genes, subcellular localization of MATE proteins, and physiological function of MATEs in plants were summarized, their cooperation with other transporter families and some of their applications were also introduced. Furthermore, some ideas for the further study of the gene family were

---

1基金项目：国家自然科学基金（31560351，31760349）；昆明理工大学实验室建设与管理项目（SYYJ201745）[Supported by the National Natural Science Foundation of China(31560351, 31760349); Laboratory Construction and Management program of Kunming University of Science and Technology(SYYJ201745)]

作者简介：吴远双（1973-），女，湖北松滋人，博士，高级实验师，研究方向为环境植物学，（E-mail）wyswu@hotmail.com.

*通讯作者：李昆志，博士研究生导师，教授，从事植物营养与基因工程研究，（E-mail）likzkm@163.com.

provided, and the applications of the gene family were also prospected.
Key words plant MATEs, gene structure and classification, subcellular localization,extrusion of exogenous substances, transportation and accumulation of secondary metabolites, translocation of metal ion，plant hormone signal transduction

植物在生长及适应环境的过程中会吸收有益或有害的物质，自身也会产生代谢物。这些物质有些是生物生长发育所必需的，有些在其生长和发育过程中不起作用，但在生殖和环境适应过程中却有很重要的作用，还有些物质对植物体是有毒害作用的。植物在漫长的进化过程中，发展出相应的机制对这些物质的吸收和转运进行调节，如氧化降解、固定化、水解反应、转化作用及代谢排出体外等。其中植物对各种外来物质或者代谢产物的转运是非常重要的机制。

在植物中代谢产物的转运机制可分为三种类型：转运蛋白依赖的捕获、转运蛋白介导的运输和囊泡运输（Shitan et al, 2013）。其中，转运蛋白介导的运输在分子水平上得到了很好的研究，已鉴定出多个转运蛋白家族，包括 ATP 结合盒（ABC）转运蛋白、主要协助转运蛋白超家族（MFS）及多药和有毒化合物排出（MATE）转运蛋白（Shoji et al, 2009; Shoji, 2014）。人们对 MATE 家族了解较晚，直到 1998 年，Morita et al （1998）在 *Escherichia coli* 中鉴定到一个新的转运蛋白，因为他们缺乏和其它转运蛋白同源的序列而被命名为 MATE。随后，这个新的转运蛋白家族在生物体中被广泛地发现，包括高等植物（Omote et al, 2006）。该蛋白家族基因在植物中得到了显著的发展，每个植物品种中的 MATE 基因数都远远高于细菌和动物。在拟南芥中发现了 56 个 MATE 基因，水稻中则至少有 53 个，而大豆中则达到了 117 个（Yazaki, 2005; Tiwari et al, 2014; Liu et al, 2016）。此外，植物 MATEs 的转运底物也具多样性，这可能和植物适应复杂的外界环境及其自身代谢产物的种类多样性相关，这些发现也说明 MATE 基因在植物王国中的重要性。为进一步探讨这些 MATEs 的生理功能及其与结构的相互关系，利用它们转运底物的差异来充分发挥它们在植物中的不同作用提供理论依据，本文结合 MATEs 的最新研究进展，对 MATEs 的发现、亚细胞定位及生理功能等方面进行了概述。

1 植物 MATEs 基因的结构和分类

Wang et al（2016）对水稻和拟南芥中的 MATE 基因进行了预测，并根据蛋白序列的拓扑结构和自引导值将 MATE 家族基因分为 4 个主要的亚家族：MATE I，MATE II，MATE III 和 MATE IV。这 4 个亚家族在水稻和拟南芥中都有分布。不同亚家族基因之间内含子的数量差异很大，MATE II 亚家族大多数含有 6~8 个内含子，MATE I 则多数含有 5~7 个内含子，MATE IV 缺乏内含子或者仅有一个内含子，而 MATE III 则含有 11~13 个内含子。在水稻和拟南芥中，同一亚家族的 MATEs 基因结构相对保守，具有相似的内含子数量。Guo et al（2016）通过系统发育分析将从雷蒙德氏棉中鉴定出的随机分布在 13 条染色体上的 70 个 MATE 基因分为 3 个亚家族即 MATE I，MATE II 和 MATE III。与拟南芥相比，棉属中 MATEI 组基因数目没有明显变化，但 MATEII 和 MATE III 组基因数发生了倍增，这两组基因可能在棉属植物适应环境的进化上发挥了重要作用。此外其他植物中也鉴定到一些 MATE 基因，通过系统发育树分析均可归类到 4 大亚家族中，说明这四个亚家族在植物进化史的较早期就已经形成

同一亚家族的 MATE 基因具有相同或相似的功能，不同亚家族基因则具有完全不同的功能（Wang et al, 2016）。例如 MATE III 亚家族基因中，一些基因如 *GMFRDa*、*HvAACT1*、*SbMATE*、*ScFRDL1* 等形成一个簇，其蛋白都具有转运柠檬酸的功能，在铝脱毒和铁转运中起着重要作用，而在 MATEII 亚家族基因中一些已知功能的蛋白则以黄酮类物质为转运底物。MATE 基因家族的分类对发现其功能具有指导意义，对大豆的 MATE 基因家族的分类及对铝脱毒相关基因（比如 *GmMATE75*、*GmMATE79* 等）的表达分析中也支持了该结论（Liu et al, 2016）。尽管如此，还是有很多 MATE 基因未被分离鉴定到或者生理功能尚不明确，有待进一步的研究来阐明它们的结构和功能。

2 植物 MATEs 的亚细胞定位及生理功能

大多数植物 MATE 家族蛋白由 440~550 个氨基酸组成，少数由 400~700 个氨基酸残基组成。一般包含 12 个跨膜螺旋结构，少数含有 8~13 个跨膜区（Wang et al, 2016）。来源于所有生物的 MATEs 约具有 40%的序列相似性，根据其序列相似性及亲缘关系的远近，已经鉴定到的约 900 个 MATE 家族蛋白被分为三个亚类：NorM 亚类、DinF 亚类和真核亚类。其中，NorM、DinF 亚类为 H^+/Na^+势驱动，真核亚类则全部为 H^+势驱动，目前已知的植物 MATE 家族成员大部分属于真核亚类。在对 MATE 基因亚家族蛋白的亚细胞定位预测的研究中发现大多数 MATE I 和 MATE II 基因亚家族的蛋白主要定位于细胞质膜上，MATE III 和 MATE IV 亚家族基因蛋白则分别定位于叶绿体膜和质膜上（Wang et al,2016）。此外研究发现少部分 MATE III 和 MATE IV 亚家族基因蛋白定位于液泡膜或者细胞膜上。这些植物 MATEs 定位广泛，生理功能多样，后文将对它们的亚细胞定位及生理功能进行详细介绍。

2.1 植物 MATEs 的亚细胞定位

植物 MATEs 的亚细胞定位及其组织特异性表达往往和它们的功能相关。例如，烟草将生物碱分泌到胞外和储存在液泡中，是其广泛的保守的机制（Shitan et al, 2014），参与该过程的烟草 MATE 蛋白往往定位在细胞质膜上或者液泡膜上。在高粱和大麦中分离到的参与铝脱毒的 MATE 转运蛋白 SbMATE 和 HvAAC T1 都能排出柠檬酸，两者都被发现定位于根尖的质膜上（Furukawa et al, 2007; Magalhaes et al, 2007）。研究发现葡萄中两种与花色素转运相关的 MATE 转运蛋白 VvAM1 和 VvAM3 定位在小囊泡上，而花色素不仅累积在液泡中，也累积在活跃于液泡膜周围的小囊泡中。在葡萄中分离到的另两个原花色素 MATE 转运蛋白，*Vitis vinifera* MATE1 和 2，它们虽然序列相似（Perez-Diaz et al, 2014），但 VvMATE1 定位在液泡膜上，而 VvMATE2 定位在高尔基体上，说明这些 MATE 转运蛋白通过不同途径参与到原花色素的累积上。这些研究表明植物 MATEs 定位在细胞的各种生物膜上，这和它们的功能多样性是一致的。

植物 MATEs 不仅亚细胞定位不同，大多数还显示出明确的组织特异性表达模式。例如 *Nt-JAT1* 在叶、茎和根中表达（Morita et al, 2009），而 *NtMATE1* 和 *NtMATE2* 仅在根中表达（Shoji et al, 2009）。拟南芥中和多种表型相关的两种转运蛋白 OsMATE1 和 OsMATE2 均定位于茎尖和生殖器官的质膜上（Tiwari et al, 2014）。两种参与了铁转运的水稻 MATE 转运蛋白 OsPEZ1 和 OsPEZ2 被发现在中柱中特异性表达，可能控制着原儿茶酸和咖啡酸的排出，OsPEZ2 还被发现在根伸长区有表达（Bashir et al, 2011; Ishimaru et al, 2011）。拟南芥 AtFRD3 蛋白定位于拟南芥中柱鞘和维管组织的细胞膜上，在 *frd3* 突变体中检测到铁异常，意味着 AtFRD3 在将柠檬酸运输至根木质部的铁转运上起作用（Green & Rogers, 2004）。拟南芥 AtFFT（花黄酮转运蛋白）几乎在所有组织都有表达，包括花和种子（Thompson et al, 2010）。

2.2 植物 MATEs 的生理功能

已有的研究发现植物 MATEs 可以转运不同的底物，底物特异性也是 MATE 最重要的特性之一。尽管目前还没有发现与其底物特异性相关的化学结构，但是从其组织特异性表达和亚细胞定位及其底物的多样性来看，它们行使的功能是多种多样的。

2.2.1 外源性物质的排出

从植物中最先分离到的 MATE 转运蛋白是参与外来化合物的解毒。用 *Escherichia coli* 进行功能筛选时发现，拟南芥 *AtDTX1* 基因具有抗诺氟沙星的作用（Li et al, 2002）。用 *AtDTX1* 转化的大肠杆菌进行细胞功能分析，发现该转运体能使有毒物质如抗生素和镉以及两种植物生物碱（小檗碱和非洲防己碱）外排。拟南芥中缺乏这些生物碱，AtDTX1 可能将这些分子作为外源性物质从植物细胞中排出（Kuroda & Tsuchiya, 2009）。拟南芥中鉴定到的另一个 MATE 转运蛋白 AtALF5 的基因突变能导致侧根形成的缺陷，增加根系对多种化合物的敏感性。在生理上，AtALF5 和 AtDTX1 一样，被认为能使外源性物质排出，但是 AtALF5 运输的底物还没有得到很好的鉴定（Diener et al, 2001）。

2.2.2 次生代谢产物的排出和累积

植物的生长过程中产生了大量的次级代谢产物，如生物碱、萜类化合物和酚类化合物等，植物则根据需要对这些产物的外排、运输及体内累积进行精细的调控。

生物碱是次级代谢产物的一个主要种类，不同生物碱的化学结构各不相同，它们具有很强的生物学活性，可能对植物细胞产生毒性。因此，植物细胞也发展出了多种生物碱脱毒机制（Sirikantaramas et al, 2008）。其中，将生物碱分泌到胞外和转运到液泡中是非常广泛而保守的机制，这对生物碱脱毒非常重要（Shitan et al, 2003）。此外，能积累内源性生物碱的三种 MATE 转运蛋白 Nt-JAT1–（*Nicotiana tabacum* jasmonate-inducible alkaloid transporter 1）、NtMATE1 和 NtMATE2–（*Nicotiana tabacum* MATE1 和 MATE2）的编码基因从烟草中分离出来（Morita et al, 2009; Shoji et al, 2009）。研究发现 Nt-JAT1 具有转运尼古丁和其它生物碱的活性，如新烟碱和东莨菪碱，但不转运黄酮。而两种 NtMATEs 则具有将根中尼古丁转运到液泡中的脱毒功能。烟草叶片中另一个 MATE 转运蛋白 Nt-JAT2 也作为尼古丁转运蛋白被分离出来（Shitan et al, 2014），表明烟草中多种 MATE 转运蛋白参与了尼古丁转运，它们可能在植物对不同条件的应答中起作用，也可能通过相互协作来对尼古丁进行转运。对这些尼古丁转运蛋白的结构进行分析，可有助于找到一个识别尼古丁的保守结构域。

植物 MATE 转运蛋白参与黄连素的转运。黄连中黄连素通过一种 H^+/黄连素反向转运蛋白运输通道进入液泡膜（Otani et al, 2005）。同样，长春花中两种单萜吲哚生物碱（MIAs），文多灵和长春花碱，在叶肉细胞液泡中也是通过 H^+/ MIAs 反向转运蛋白系统转运（Carqueijeiro et al, 2013）。最近 Takanashiet al（2017）在 *Coptis japonica* 中分离到了一种 MATE 转运蛋白，也具有黄连素转运活性，在液泡黄连素的累积上起作用。

这些 MATEs 并非独立在生物碱的转运和累积上起作用，除了不同 MATEs 之间的协调配合外，还有其他

转运蛋白家族和这些 MATEs 相互协作来完成这一系列的生理活动。比如 ABC 转运蛋白（CjABCB1 和 CjABCB2）能调节黄连细胞膜上的黄连素进入，以及 *Catharanthus roseus* 细胞膜上的长春花碱外排（Shitan et al, 2003; Yu & De Luca, 2013）。另一种类型的转运蛋白，烟草 NUP1（nicotine uptake permease 1），作为烟草根细胞膜上的质子共运输体摄取尼古丁（Hildreth et al, 2011）。这些发现表明在植物细胞或植物体中，有不同的转运蛋白家族相互协调转运某一种生物碱。其它新的转运蛋白的分离和鉴定将进一步阐明植物中生物碱转运的机制。

植物的另一种重要次生代谢产物是黄酮类化合物，许多植物以一种种族特异性的模式合成和累积黄酮（Ferreyra et al, 2012）。到目前为止，人们主要提出了 4 种黄酮转运途径：液泡介导的、谷胱甘肽 S-转移酶（GST）介导的、ABC 转运蛋白介导的和 MATE 转运蛋白介导的运输。这些途径在同一个细胞内共存，有多个研究结果提出他们的功能是相互合作、相互协调的。例如，ABC 转运蛋白可能运输 GST-黄酮结合体，而 MATE 转运蛋白可能调节细胞内黄酮转运到小囊泡的过程（Zhao & Dixon, 2009）。系统进化分析法显示参与黄酮累积的 MATE 转运蛋白形成了两个独特分支，这可以从它们的转运底物原花青素前体和酰基化的花色苷的差异上反映出来。

Arabidopsis TT12，是第一个被发现的运输黄酮的 MATE 转运蛋白，从种皮颜色变化的突变体中筛选到（Debeaujon et al, 2001）。它可以转运两种黄酮，花青素-3-O-葡糖苷（cyanidin-3-O-glucoside, Cy3G）和表儿茶酸-3'-O-葡糖苷（epicatechin-3'-O-glucoside, E3'G），E3'G 相对 Cy3G 以更高亲和性和速度通过 AtTT12 外排，因此 E3'G 被认为是 AtTT12 的天然转运底物（Marinova et al, 2007）。AtTT12 的同源蛋白 MtMATE1 从蒺藜苜蓿（*Medicago truncatula*）的豆荚中分离到。与 AtTT12 相似的是，MtMATE1 定位于液泡膜上，也转运 E3'G 和 Cy3G，该转运蛋白对 E3'G 具有更强的选择性。*Arabidopsis tt12* 突变体的 tt 表现型能被 MtMATE1 恢复，在 *Medicago truncatula* 中的 *MtMATE1* 敲除突变体也显示 tt 表现型，说明 MtMATE1 与 AtTT12 功能同源（Zhao & Dixon, 2009）。

Yang et al（2016）从柿子的一种 PCNA 突变型中分离出了一种 *Dkmate1* 基因，其表达模式和柿子发育过程中原花色素的累积呈正相关，拟南芥 tt12 突变体中表达 *Dkmate1* 可以补偿其转运 E3'G 的生物学功能。根据与 AtTT12 的序列相似性还分离到了两个苹果 MATEs（*Malus*×*domestic* MATE1 和 2（Frank et al, 2010），能恢复 *Arabidopsis tt12* 突变体的种子表型。Gao et al（2015）从棕色棉花（*Gossypium hirsutum*）纤维中分离到了一个 TT12 同源 cDNA 全长序列，并将之命名为 *GhTT12*，其在棕色棉中的表达量是白色棉中的 1-5 倍，可能在将原花色素从细胞质转运到液泡中起作用。

苜蓿属的 MATE 转运蛋白 MtMATE2，也作为 AtTT12 的同源物被分离出来，但它与番茄（*Solanum lycopersicum*）MATE 转运蛋白 SlMTP77 具有更高的序列同源性，其对黄酮甙类具有一个较为广泛的底物特异性（Zhao et al, 2011）。VvAM1 和 VvAM3—（葡萄 *Vitis vinifera antho*MATE1 和 3）也是作为 SlMTP77 的同源物被分离出来（Gomez et al, 2009）。这些 MATEs 在浆果果皮细胞中的表达也具有特异性地，其对乙酰化花青素混合物具有转运活性，但对非酰基化花色素无转运活性，如 Cy3G。葡萄 GST 也是一个花色素转运的候选蛋白（Conn et al, 2008），并且它是 VvMYBA1 在毛状根中过表达时上调最多的基因（Cutanda-Perez et al, 2009），但研究发现 MATE 转运蛋白和 GST 在调节葡萄中花色素的累积上是不相关的（Gomez et al, 2011）。SlMTP77 的另一个同源物，拟南芥 FFT（花黄酮转运蛋白）也被鉴定出来（Thompson et al, 2010），研究表明 AtFFT 在种子发育中的作用可能和它对黄酮水平的调控相关。蓝莓果实中也鉴定到了 33 种 MATEs，系统发育分析表明其中有 6 种可能参与了黄酮的转运，还有 2 种可能参与了次级代谢产物的运输（Chen et al, 2015）。

从高粱（*Sorghum bicolor*）中分离到的一个 MATE 转运蛋白，SbMATE2，被证明能转运蜀黍苷及非内源性的氰苷，但是不能转运花青素 Cy3G 或吲哚-3-甲基硫代葡萄糖甙（indol-3-yl-methyl glucosinolate）（Darbani et al, 2016）。一个 H^+-反向运输体可能也参与了囊泡介导的酚葡萄糖苷转运至质外体的过程（Tsuyama et al, 2013）。利用杂交杨树（*Populus sieboldii*×*Populus grandidentata*）微粒体囊泡运输法发现，松柏苷（木质素的主要组分）是以一种质子依赖的方式运输，也有研究发现 ABC 转运蛋白也参与木质素单体运输到质外体的过程（Kaneda et al, 2008; Miao & Liu, 2010; Alejandro et al, 2012），说明木质素单体运输到质外体也是存在 MATE 转运蛋白和 ABC 转运蛋白的协调运输机制。

2.2.3 金属离子的转运

除了对外源性物质的排出和一些次生代谢产物的转运之外，还发现植物 MATEs 在金属离子的转运上也起作用，研究得比较多的是其在铁离子的转运和铝脱毒中的作用。

因为铁是植物生长必需的矿物元素，植物已经发展出高度复杂的系统来摄取和转运铁。一些 MATE 转运蛋白也参与了铁转运，通过排出柠檬酸或原儿茶酸螯合铁来增加它的可溶性。外排柠檬酸的 MATE 转运蛋白

之间比较相似，和其它MATE转运蛋白差异很大，因此在系统发育分析中形成了一个独特的分化枝。除了拟南芥MATE转运蛋白AtFRD3（*Arabidopsis thaliana* ferric reductase defective 3）显示出柠檬酸外排活性对铁转运起作用外，在水稻中AtFRD3的同源物OsFRDL1（*Oryza sativa* frd-like 1）也具有一个相似的作用机制，表明该机制在被子植物是广泛存在的保守机制（Yokosho et al, 2009）。从土壤中摄取铁的机制则被发现是不同的，禾本科植物利用麦根酸螯合铁，其它植物则利用铁还原酶还原三价铁离子来增加铁的溶解度（Kobayashi & Nishizawa, 2012）。

研究还发现AtFRD3对铁在花粉粒和胚胎中运输的调控对花粉发育和发芽是必需的（Roschzttardtz et al, 2011）。类似地，一种豆科植物的MATE转运蛋白，LjMATE1（*Lotus japonicus* MATE1），也参与了将铁从根转运至根瘤的过程（Takanashi et al, 2013）。大豆根木质部中柠檬酸和MATE转运蛋白介导的铁转运系统GmFRD3a和 GmFRD3b–（*Glycine max* FRD3a 和 3b）及黑麦ScFRDL1 （*Secale cereal* FRDL1）中也行使着同样的功能（Rogers et al, 2009; Yokosho et al, 2010）。在研究Al^{3+}脱毒机制中还发现大麦 HvAAC T1 （*Hordeum vulgare* aluminum-activated citrate transporter1） 和小麦TaMATE1b（*Triticum aestivum* MATE1b）也起着同样的作用（Fujii et al, 2012; Tovkach et al, 2013）。

在拟南芥中分离到的一个突变体*els1-D*（*early leaf senescence 1-Dominaint*），由一个异常的MATE转运蛋白基因*ELS1*突变引起，该基因和先前报道的*ADP1*，*BCD1*和*DTX50*同源性高，其过表达能降低*els1-D*中的铁含量，*els1-D*叶片的加速衰老能通过补充外源性铁恢复，该基因和拟南芥中的铁内稳态相关（Wang et al, 2016）。从参与镉累积的基因中分离到的两种水稻MATE转运蛋白OsPEZ1和OsPEZ2（*Oryza sativa* phenolix efflux zero 1和2）则被发现通过外排一种酚类化合物原儿茶酸参与了铁转运，这些酸能螯合质外体中的铁从而增加它在中柱中的溶解度（Bashir et al, 2011）。增强子诱捕突变法还筛选到一个拟南芥MATE转运蛋白ZRZ（Burko et al, 2011），通过另一个过表达突变筛选也鉴定到*ZRZ*基因，但作为*BCD1*（*bushand chorotic-dwarf 1*） 筛选到（Seo et al, 2012）。除了在*Atzrz*过表达突变体中观察到的表型外，*bcd1*突变体还展现出灰绿色叶片，伴随着叶绿素和铁含量的减少。这种表型能通过施加铁得到改善，过量的铁会诱导AtBCD1的表达，意味着AtBCD1通过分泌过量的铁来维持细胞内铁平衡。

研究发现铝耐受植物根尖能排出大量有机酸，通过螯合铝阻碍铝的吸收从而对根产生保护作用（Ma et al, 2001）。苹果酸和柠檬酸是根尖铝脱毒的主要贡献者，它们的释放主要由MATE和ALMT来调节（Ryan et al, 2010）。在铁转运中起作用的大麦HvAAC T1也通过排出柠檬酸参与了铝脱毒，高粱SbMATE也具有相似的作用（Sivaguru et al, 2013）。从玉米中分离到的铝脱毒基因ZmMATE1和ZmMATE2都定位在质膜上（Maron et al, 2010），仅ZmMATE1显示出柠檬酸外排活性。ZmMATE2则与OsPEZ1 和OsPEZ2具有高度序列同源性，表明ZmMATE2可能在铝毒性中外排酚类化合物，说明铁和铝的转运可能存在相同的机制。通过反向遗传学手段从其它植物中还分离到一些同源基因包括拟南芥*AtMATE*、水稻*OsFRDL4*、黑麦*ScFRDL2*、赤小豆*VuMATE1*、小麦*TaMATE1b*、卷心菜*BoMATE*、桉树*EcMATE1*和*EcMATE3*等，绣球花中也有多种*MATEs*参与抗铝毒害。这些发现表明，类似于铁转运系统，MATE介导的Al^{3+}解毒系统在被子植物中也是广泛保守存在的（Liu et al, 2009; Yokosho et al, 2010; Yang et al, 2011; Yokosho et al, 2011; Sawaki et al, 2012; Wu et al, 2014）。

MATEs除了和金属离子的转运相关外，还与阴离子的转运相关，如Cl^-（Zhang et al, 2017）。两个液泡MATEs转运蛋白，DTX33和DTX35，在拟南芥中作为氯离子转运的重要通道调节膨压。烟草叶肉细胞中异位表达DTX33和DTX35引起液泡膜上电压依赖性内向氯离子电流，其高表达在毛状根快速伸长和气孔运动中引起根毛和保卫细胞膨压的变化。这两个基因的突变则会导致根毛变短和气孔变小。此外，*dtx35*单突变体还会导致花粉管的生长缺陷，从而表现出较低的生育率。独立的液泡膜片钳结果表明，在双突变体中内向的氯离子通道活性受损。由于MATE转运蛋白是众所周知的有机化合物转运蛋白，发现该蛋白家族成员作为氯离子通道，也扩大了这一大家族转运蛋白的功能定义。

2.2.4 植物激素合成及信号传递

研究还显示MATE转运蛋白参与了植物激素的信号传递过程。拟南芥突变体*adp1-D*（*altered development program 1-Dominant*），过表达了一个MATE转运蛋白AtADP1，表现出多种性状，包括莲座叶的加速生长，早花和侧根数量的增加（Li et al, 2014）。这个表型是由于分生组织中植物激素生物合成基因的抑制导致IAA水平的下降引起的，而在这个区域AtADP1存在过表达。

一个被命名为AtADS1（activated disease susceptibility1- Dominant）的MATE转运蛋白在*ads1-D*突变体中被发现和植物疾病抗性相关（Sun et al, 2011）。过表达该基因能使植株的水杨酸水平下降。

相反，*ads1/adp1*的缺失则导致植株的抗病能力增加。拟南芥促进疾病易感性5（*eds5*）突变体也显示出水杨酸累积受损，降低了拟南芥的抗病能力（Nawrath et al，2002）。相反，拟南芥中*AtEDS5*的过表达促进水杨酸的累积及对病毒的抗性（Ishihara et al，2008）。遗传学和生物化学分析显示该MATE转运蛋白在表皮细胞中有将水杨酸从叶绿体的生物合成位点转运至细胞质中的功能（Serrano et al，2013；Yamasaki et al，2013）。

对拟南芥MATEs成员的一个综合突变分析发现AtDTX50作为脱落酸外排转运蛋白起作用（Zhang et al，2014）。在*atdtx50*突变体中可以观察到叶片中ABA大量累积，具有更高的干旱耐受性，伴随较低的气孔导度。一个ABA的结合物，脱落酸葡萄糖酯，在拟南芥的液泡中累积，其中有质子反向运输蛋白的参与，可能是MATE转运蛋白（Burla et al，2013）。

2.2.5 其它生理功能

植物MATE转运蛋白还在其它的一些生理过程中起作用，包括植物发育和磷摄取及分泌抗菌化合物等。MATE基因突变或者MATE转运蛋白的过表达导致的形态学变化在转基因拟南芥中也观察到。*OsMATE1*和*OsMATE2*是砷处理后上调的两个基因（Tiwari et al，2014）。拟南芥中*OsMATE1*或*OsMATE2*的过表达会导致多效表型，如叶长、早花，以及对*PstDC3000*的易感性增强，参与发育、生物钟和防御反应的各种拟南芥基因也被调节等。在玉米中还分离到一个MATE基因的突变体*Big embryo 1*（*Bige1*），其表型和*cyp78a*突变表型相似，在*Bige1*突变的胚中，*CYP78A*基因的表达上调。BIGE1定位于高尔基体，意味着它可能在分泌信号分子上起作用，从而调节侧生器官的发生时间（Suzuki et al，2015）。此外，还有研究发现拟南芥中ABS3和相关MATE家族转运蛋白负调节胚轴细胞的伸长（Wang et al，2015）。拟南芥的一种MATE转运蛋白RHC1（RESISTANT TO HIGH CO_2），还能和其它蛋白一起调节CO_2诱导的气孔关闭过程（Tian et al，2015）。在P缺乏的条件下，白羽扇豆（*Lupinus albus*）能长出簇状根，其中LaMATE高表达（Uhde-Stone et al，2005）。研究显示，P胁迫下*Lupinus*根释放大量的苹果酸和柠檬酸（Cheng et al，2011），而LaMATE显示出与柠檬酸转运MATEs高度相似的序列同源性，表明LaMATE在簇状根中可能作为一个柠檬酸外排的载体存在。然而，LaMATE不能补充一个具有天然LaMATE启动子的*atfrd3*突变体的功能，因此其功能还有待进一步研究。

3 展望

以上大量研究证明了MATEs转运底物和生物功能的多样性。一方面，这些研究成果可以为相关应用提供重要的理论指导。目前通过基因工程手段在多种植物中表达一些耐铝基因，获得了多种相关转基因耐铝植物（Magalhaes et al，2007；Zhou et al，2014；Wu et al，2014），有望在铝污染的酸性土壤中进行植被修复。如果在植物中过表达具有外排外源性物质作用的MATE基因，能增强植物对一些有毒物质的外排能力的话，将减少这些物质对植物的损伤，对有相应污染的土壤上进行植被修复也会具有重要意义。此外，还可以考虑通过过表达能累积植物体内某些生物活性物质的MATE基因，使得在植物中增加其累积量成为可能，为更容易得到植物源的生物活性物质提供帮助。另一方面，从这些研究中发现，根据蛋白结构分类的同一亚家族的MATEs可能具有相同或相似的作用，说明它们的结构和功能具有相关性。目前很多植物MATEs蛋白的转运特性还没有阐明，也还没有研究发现与植物MATEs底物特异性相关的化学结构，这可能是因为其结构与功能相关性研究比较少的缘故。不过基于细菌NorM结构的一些研究已经表明了其结构和转运底物的关系（Tamanna & Ramana，2015；Lu et al，2016；Radchenko et al，2015）。相信随着对植物MATEs研究的深入，通过计算机模拟对其结构不断地进行解析，将加快预测植物中的MATE基因，解析其蛋白结构和推测其可能的底物，找到其结构与功能的相关性，甚至可以通过基因突变来对蛋白结构进行改造，进一步通过遗传育种的手段改良植物性状，配合对环境条件的调节来更好的运用植物MATEs资源。

参考文献

ALEJANDRO S, LEE Y, TOHGE T, et al, 2012. AtABCG29 is a monolignol transporter involved in lignin biosynthesis[J]. Curr Biol, 22(13): 1207-1212.

BASHIR K, ISHIMARU Y, SHIMO H, et al, 2011. Rice phenolics efflux transporter 2 (PEZ2) plays an important role in solubilizing apoplasmic iron[J]. Soil Sci Plant Nutr, 57(6): 803-812.

BURKO Y, GEVA Y, REFAEL-COHEN A, et al, 2011. From organelle to organ: ZRIZI MATE-type transporter is an organelle transporter that enhances organ initiation[J]. Plant Cell Physiol 52(3): 518-527.

BURLA B, PFRUNDER S, NAGY R, et al, 2013. Vacuolar transport of abscisic acid glucosyl ester is mediated by ATP-binding cassette and proton-antiport mechanisms in *Arabidopsis* [J]. Plant Physiol, 163(3): 1446-1458.

CARQUEIJEIRO I, NORONHA H, DUARTE P, et al, 2013. Vacuolar transport of the medicinal alkaloids from *Catharanthus roseus* is mediated by a proton-driven antiport[J]. Plant Physiol, 162(3): 1486-1496.

CHEN HX, LU CP, JIANG H, et al, 2015. Global transcriptome analysis reveals distinct aluminum-tolerance pathways in the Al-accumulating species *Hydrangea macrophylla* and marker identification[J]. PLoS ONE, 10(12): e0144927.
CHENG LY, BUCCIARELLI B, SHEN JB, et al, 2011. Update on *White lupin* cluster root acclimation to phosphorus deficiency[J]. Plant Physiol, 156(3): 1025-1032.
CONN S, CURTIN C, BEZIER A, et al, 2008. Purification, molecular cloning, and characterization of glutathione S-transferases (GSTs) from pigmented *Vitis vinifera L.* cell suspension cultures as putative anthocyanin transport proteins[J]. J Exp Bot, 59(13): 3621-3634.
CUTANDA-PEREZ MC, AGEORGES A, GOMEZ C, et al, 2009. Ectopic expression of VlmybA1 in grapevine activates a narrow set of genes involved in anthocyanin synthesis and transport[J]. Plant Mol Biol, 69(6): 633-648.
DARBANI B, MOTAWIA MS, OLSEN CE, et al, 2016. The biosynthetic gene cluster for the cyanogenic glucoside dhurrin in *Sorghum bicolor* contains its co-expressed vacuolar MATE transporter[J]. Sci Rep-UK, 6: 37079.
DEBEAUJON I, PEETERS A JM, LEON-KLOOSTERZIEL KM, et al, 2001. The *TRANSPARENT TESTA12* gene of Arabidopsis encodes a multidrug secondary transporter-like protein required for flavonoid sequestration in vacuoles of the seed coat endothelium[J]. Plant Cell, 13(4): 853-871.
DIENER AC, GAXIOLA RA, FINK GR, 2001. Arabidopsis *ALF5*, a multidrug efflux transporter gene family member, confers resistance to toxins[J]. Plant Cell, 13(7): 1625-1637.
FERREYRA MLF, RIUS SP, CASATI P, 2012. Flavonoids: biosynthesis, biological functions, and biotechnological applications[J]. Front Plant Sci, 3: 222.
FRANK S, KECK M, SAGASSER M, et al, 2011. Two differentially expressed MATE factor genes from apple complement the *Arabidopsis* transparent testa12 mutant[J]. Plant Biology, 13(1): 42-50.
FUJII M, YOKOSHO K, YAMAJI N, et al, 2012. Acquisition of aluminium tolerance by modification of a single gene in barley[J]. Nat Commun, 3: 713.
FURUKAWA J, YAMAJI N, WANG H, et al, 2007. An aluminum-activated citrate transporter in barley [J]. Plant Cell Physiol, 48(8): 1081-1091.
GAO JS, WU N, SHEN ZL, et al, 2016. Molecular cloning, expression analysis and subcellular localization of a Transparent Testa 12 ortholog in brown cotton (*Gossypium hirsutum L.*)[J]. Gene, 576(2): 763-769.
GOMEZ C, CONEJERO G, TORREGROSA L, et al, 2011. *In vivo* grapevine anthocyanin transport involves vesicle-mediated trafficking and the contribution of anthoMATE transporters and GST[J]. Plant J, 67(6): 960-970.
GOMEZ C, TERRIER N, TORREGROSA L, et al, 2009. Grapevine MATE-type proteins act as vacuolar H^+-dependent acylated anthocyanin transporters[J]. Plant Physiol, 150(1): 402-415.
GUO XL, 2016. Genome-wide Identification and Analysis of ALDH and MATE Gene Families in *Gossypium*[D]. Anyang:Institute of cotton research of CAAS: 37. [郭新磊, 2016. 棉花ALDH和MATE基因家族的全基因组鉴定和分析[D].安阳:中国农业科学院棉花研究所: 37]
GREEN LS, ROGERS EE, 2004. *FRD3* controls iron localization in Arabidopsis[J]. Plant Physiol, 136(1): 2523-2531.
HILDRETH SB, GEHMAN EA, YANG HB, et al, 2011. Tobacco nicotine uptake permease (NUP1) affects alkaloid metabolism[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 108(44): 18179-18184.
ISHIHARA T, SEKINE KT, HASE S, et al, 2008. Overexpression of the *Arabidopsis thaliana EDS5* gene enhances resistance to viruses[J]. Plant Biol, 10(4): 451-461.
ISHIMARU Y, KAKEI Y, SHIMO H, et al, 2011. A rice phenolic efflux transporter is essential for solubilizing precipitated apoplasmic iron in the plant stele[J]. J Biol Chem, 286(28): 24649-24655.
KANEDA M, RENSING KH, WONG JCT, et al, 2008. Tracking monolignols during wood development in *lodgepole pine*[J]. Plant Physiol, 147(4): 1750-1760.
KOBAYASHI T, NISHIZAWA NK, 2012. Iron uptake, translocation, and regulation in higher plants[J]. Annu Rev Plant Biol, 63: 131-152.
KURODA T, TSUCHIYA T, 2009. Multidrug efflux transporters in the MATE family[J]. BBA-Proteins Proteom, 1794(5): 763-768.
LI LG, HE ZY, PANDEY GK, et al, 2002. Functional cloning and characterization of a plant efflux carrier for multidrug and heavy metal detoxification[J]. J Biol Chem, 277(7): 5360-5368.
LI RX, LI JR, LI SB, et al, 2014. ADP1 affects plant architecture by regulating local auxin biosynthesis[J]. PLOS GENET, 10(1): e1003954.
LIU JG, LI Y, WANG W, et al, 2016. Genome-wide analysis of MATE transporters and expression patterns of a subgroup of MATE genes in response to aluminum toxicity in *soybean*[J]. Bmc Genomics, 17: 223.
LIU JP, MAGALHAES JV, SHAFF J, et al, 2009. Aluminum-activated citrate and malate transporters from the MATE and ALMT families function independently to confer *Arabidopsis* aluminum tolerance[J]. Plant J, 57(3): 389-399.
LU GF, ZOU J, WANG Y, et al, 2016. L1-norm-based principal component analysis with adaptive regularization[J]. Pattern Recogn, 60: 901-907.

MA JF, RYAN PR, DELHAIZE E, 2001. Aluminium tolerance in plants and the complexing role of organic acids[J]. Trends Plant Sci, 6(6): 273-278.
MAGALHAES JV, LIU J, GUIMARAES CT, et al, 2007. A gene in the multidrug and toxic compound extrusion (MATE) family confers aluminum tolerance in *sorghum*[J]. Nat Genet, 39(9): 1156-1161.
MARINOVA K, POURCEL L, WEDER B, et al, 2007. The *Arabidopsis* MATE transporter TT12 acts as a vacuolar flavonoid/H^+-antiporter active in proanthocyanidin-accumulating cells of the seed coat[J]. Plant Cell, 19(6): 2023-2038.
MARON LG, PINEROS MA, GUIMARAES CT, et al, 2010. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in *maize*[J]. Plant J, 61(5): 728-740.
MIAO YC, LIU CJ, 2010. ATP-binding cassette-like transporters are involved in the transport of lignin precursors across plasma and vacuolar membranes[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 107(52): 22728-22733.
MORITA M, SHITAN N, SAWADA K, et al, 2009. Vacuolar transport of nicotine is mediated by a multidrug and toxic compound extrusion (MATE) transporter in *Nicotiana tabacum*[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 106(7): 2447-2452.
MORITA Y, KODAMA K, SHIOTA S, et al, 1998. NorM, a putative multidrug efflux protein, of *Vibrio parahaemolyticus* and its homolog in *Escherichia coli*[J]. Antimicrob Agents Chemother, 42(7): 1778-1782.
NAWRATH C, HECK S, PARINTHAWONG N, et al, 2002. EDS5, an essential component of salicylic acid-dependent signaling for disease resistance in *Arabidopsis*, is a member of the MATE transporter family[J]. Plant Cell, 14(1): 275-286.
OMOTE H, HIASA M, MATSUMOTO T, et al, 2006. The MATE proteins as fundamental transporters of metabolic and xenobiotic organic cations[J]. Trends Pharmacol Sci, 27(11): 587-593.
OTANI M, SHITAN N, SAKAI K, et al, 2005. Characterization of vacuolar transport of the endogenous alkaloid berberine in *Coptis japonica*[J]. Plant Physiol, 138(4): 1939-1946.
PEREZ-DIAZ R, RYNGAJLLO M, PEREZ-DIAZ J, et al, 2014. *VvMATE1* and *VvMATE2* encode putative proanthocyanidin transporters expressed during berry development in *Vitis vinifera L.*[J]. Plant Cell Rep, 33(7): 1147-1159.
RADCHENKO M, SYMERSKY J, NIE RX, et al, 2015. Structural basis for the blockade of MATE multidrug efflux pumps[J]. Nat Commun, 6: 7995.
ROGERS EE, WU XL, STACEY G, et al, 2009. Two MATE proteins play a role in iron efficiency in *soybean*[J]. J Plant Physiol, 166(13): 1453-1459.
ROSCHZTTARDTZ H, SEGUELA-ARNAUD M, BRIAT JF, et al, 2011. The FRD3 Citrate effluxer promotes iron nutrition between symplastically disconnected tissues throughout *Arabidopsis* development[J]. Plant Cell, 23(7): 2725-2737.
RYAN PR, RAMAN H, GUPTA S, et al, 2010. The multiple origins of aluminium resistance in *hexaploid wheat* include *Aegilops tauschii* and more recent *cis* mutations to *TaALMT1*[J]. Plant J, 64(3): 446-455.
SAWAKI Y, KIHARA-DOI T, KOBAYASHI Y, et al, 2013. Characterization of Al-responsive citrate excretion and citrate-transporting MATEs in *Eucalyptus camaldulensis*[J]. Planta, 237(4): 979-989.
SEO PJ, PARK J, PARK MJ, et al, 2012. A Golgi-localized MATE transporter mediates iron homoeostasis under osmotic stress in *Arabidopsis*[J]. Biochem J, 442: 551-561.
SERRANO M, WANG BJ, ARYAL B, et al, 2013. Export of salicylic acid from the chloroplast requires the multidrug and toxin extrusion-like transporter EDS5[J]. Plant Physiol, 162(4): 1815-1821.
SHITAN N, BAZIN I, DAN K, et al, 2003. Involvement of CjMDR1, a plant multidrug-resistance-type ATP-binding cassette protein, in alkaloid transport in *Coptis japonica*[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 100(2): 751-756.
SHITAN N, DALMAS F, DAN K, et al, 2013. Characterization of *Coptis japonica* CjABCB2, an ATP-binding cassette protein involved in alkaloid transport[J]. Phytochemistry, (91) : 109-116.
SHITAN N, KATO K, SHOJI T. 2014. Alkaloid transporters in plants[J]. Plant Biotech, 31(5): 453-463.
SHITAN N, MINAMI S, MORITA M, et al, 2014. Involvement of the leaf-specific multidrug and toxic compound extrusion (MATE) transporter Nt-JAT2 in vacuolar sequestration of nicotine in *Nicotiana tabacum*[J]. PLoS ONE, 9(9): e108789.
SHOJI T, 2014. ATP-binding cassette and multidrug and toxic compound extrusion transporters in plants: a common theme among diverse detoxification mechanisms[J]. Int Rev Cell Mol Bio, 309: 303-346.
SHOJI T, INAI K, YAZAKI Y, et al, 2009. Multidrug and toxic compound extrusion-type transporters implicated in vacuolar sequestration of nicotine in tobacco Roots[J]. Plant Physiol, 149(2): 708-718.
SIRIKANTARAMAS S, YAMAZAKI M, SAITO K, 2008. Mechanisms of resistance to self-produced toxic secondary metabolites in plants[J]. Phytochem Rev, 7: 467-477.
SIVAGURU M, LIU JP, KOCHIAN LV, 2013. Targeted expression of *SbMATE* in the root distal transition zone is responsible for *sorghum* aluminum resistance[J]. Plant J, 76(2): 297-307.
SUN XL, GILROY EM, CHINI A, et al, 2011. *ADS1* encodes a MATE-transporter that negatively regulates plant

disease resistance[J]. New Phytol, 192(2): 471-482.
SUZUKI M, SATO Y, WU S, et al, 2015. Conserved functions of the MATE transporter BIG EMBRYO1 in regulation of lateral organ size and initiation rate[J]. Plant Cell, 27(8): 2288-2300.
TAKANASHI K, YAMADA Y, SASAKI T, et al, 2017. A multidrug and toxic compound extrusion transporter mediates berberine accumulation into vacuoles in *Coptis japonica*[J]. Phytochemistry, 138: 76-82.
TAKANASHI K, YOKOSHO K, SAEKI K, et al, 2013. LjMATE1: A citrate transporter responsible for iron supply to the nodule infection zone of *Lotus japonicus*[J]. Plant Cell Physiol, 54(4): 585-594.
TAMANNA, RAMANA J, 2015. MATEPRED-A-SVM-based prediction method for multidrug and toxin extrusion (MATE) proteins[J]. Comput Biol Chem, 58: 199-204.
THOMPSON EP, WILKINS C, DEMIDCHIK V, et al, 2010. An *Arabidopsis* flavonoid transporter is required for anther dehiscence and pollen development[J]. J Exp Bot, 61(2): 439-451.
TIAN W, HOU C, REN Z, et al, 2015. A molecular pathway for CO_2 response in *Arabidopsis* guard cells[J]. Nat Commun, 20(6): 6057.
TIWARI M, SHARMA D, SINGH M, et al, 2014. Expression of OsMATE1 and OsMATE2 alters development, stress responses and pathogen susceptibility in *Arabidopsis*[J]. Sci Rep-UK, 4: 3964.
TOVKACH A, RYAN PR, RICHARDSON AE, et al, 2013. Transposon-mediated alteration of *TaMATE1B* expression in wheat confers constitutive citrate efflux from root apices[J]. Plant Physiol, 161(2): 880-892.
TSUYAMA T, KAWAI R, SHITAN N, et al, 2013. Proton-dependent coniferin transport, a common major transport event in differentiating xylem tissue of woody plants[J]. Plant Physiol, 162(2): 918-926.
UHDE-STONE C, LIU JQ, ZINN KE, et al, 2005. Transgenic proteoid roots of white lupin: a vehicle for characterizing and silencing root genes involved in adaptation to P stress[J]. Plant J, 44(5): 840-853.
WANG H, BEI XJ, GAO JS, et al, 2016. The similar and different evolutionary trends of MATE family occurred between *rice* and *Arabidopsis thaliana*[J]. Bmc Plant Biol, 16: 207.
WANG R, LIU XY, LIANG S, et al, 2015. A subgroup of MATE transporter genes regulates hypocotyl cell elongation in *Arabidopsis*[J]. J Exp Bot, 66(20): 6327-6343.
WANG ZY, QIAN CZ, GUO XC, et al, 2016. ELS1, a novel MATE transporter related to leaf senescence and iron homeostasis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Biochem Bioph Res Co, 476(4): 319-325.
WU X, LI R, SHI J, et al, 2014. *Brassica oleracea* MATE encodes a citrate transporter and enhances aluminum tolerance in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Cell Physiol, 55(8): 1426-1436.
YAMASAKI K, MOTOMURA Y, YAGI Y, et al, 2013. Chloroplast envelope localization of EDS5, an essential factor for salicylic acid biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*[J]. Plant Signal Behav, 8(4): e23603.
YANG SC, JIANG Y, XU LQ, et al, 2016. Molecular cloning and functional characterization of *DkMATE1* involved in proanthocyanidin precursor transport in persimmon (*Diospyros kaki Thunb.*) fruit[J]. Plant Physiol Biochem, 108: 241-250.
YANG XY, YANG JL, ZHOU Y, et al, 2011. A de novo synthesis citrate transporter, *Vigna umbellata* multidrug and toxic compound extrusion, implicates in Al-activated citrate efflux in rice bean (*Vigna umbellata*) root apex[J]. Plant Cell Environ, 34(12): 2138-2148.
YAZAKI K, 2005. Transporters of secondary metabolites[J]. Curr Opin Plant Biol, 8(3): 301-307.
YOKOSHO K, YAMAJI N, MA JF, 2010. Isolation and characterisation of two MATE genes in rye[J]. Funct Plant Biol, 37(4): 296-303.
YOKOSHO K, YAMAJI N, MA JF, 2011. An Al-inducible MATE gene is involved in external detoxification of Al in rice[J]. Plant J, 68(6): 1061-1069.
YU F, DELUCA V, 2013. ATP-binding cassette transporter controls leaf surface secretion of anticancer drug components in *Catharanthus roseus*[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 110(39): 15830-15835.
ZHANG HW, ZHU HF, PAN YJ, et al, 2014. A DTX/MATE-type transporter facilitates abscisic acid efflux and modulates ABA sensitivity and drought tolerance in *Arabidopsis*[J]. Mol Plant, 7(10): 1522-1532.
ZHAO J, DIXON RA, 2010. The 'ins' and 'outs' of flavonoid transport[J]. Trends Plant Sci, 15(2): 72-80.
ZHAO J, HUHMAN D, SHADLE G, et al, 2011. MATE2 mediates vacuolar sequestration of flavonoid glycosides and glycoside malonates in *Medicago truncatula*[J]. Plant Cell, 23(4): 1536-1555.
ZHOU G, PEREIRA JF, DELHAIZE E, et al, 2014. Enhancing the aluminium tolerance of barley by expressing the citrate transporter genes *SbMATE* and *FRD3*. J Exp Bot, 65: 3281-2390.